

Limites en grandes populations de modèles probabilistes individus-centrés

Aurélien Velleret

30 novembre 2016

Introduction

Dans cet article, nous allons présenter des modèles probabilistes de dynamique de populations suivant deux fils directeurs : leurs dynamiques en temps longs, et les modèles limites en grandes populations. Le lecteur intéressé pourra se référer aux deux livres suivants de Sylvie Méléard, coécrit pour le deuxième avec Vincent Bensaye : [12], [1].

Le mémoire commence par les processus de Bienaimé-Galton-Watson en section 1, qui introduit avec un formalisme très simple les principales caractéristiques du modèle, et notamment cette distinction entre régime surcritique (population plutôt en croissance) et sous-critique (population en déclin). Même si nous allons vite chercher à complexifier le modèle pour inclure notamment la compétition entre individus, son application à des généalogies le rend un outil très utile qui sera notamment mentionné en section 4. En section 2, nous allons définir un processus à temps continu qui modélise encore la population individu par individu. Nous allons pour ce faire introduire le formalisme des processus ponctuels de Poisson qui fournissent une représentation en général plus commode pour analyser ces processus. En section 3, nous aborderons des limites d'échelles de ces processus qui justifient l'analyse de modèles où la taille de populations varie continûment lorsque les populations modélisées sont supposées très nombreuses. Puis, en section 4, nous aborderons la dynamique évolutive (avec bien sûr un caractère d'adaptation soumis à la sélection). Ce sera l'occasion de présenter le résultat de convergence en grandes populations d'un modèle individus-centré vers un modèle évolutif très simple : le "processus de séquence de substitutions de caractères". Ce dernier est enfin un des composants essentiels du modèle que j'ai été amené à considérer lors de mon stage, où il est aussi question du processus de Feller logistique introduit en section 3. La dernière section est donc consacrée à ce projet de recherche, qui permet de s'interroger sur les conditions par lesquelles les mutations permettent de suivre le rythme d'un changement environnemental.

Table des matières

1	Processus de Bienaymé-Galton-Watson (BGW)	3
1.1	Description du modèle	3
1.2	Dynamique en temps longs	3
1.3	Loi quasi-stationnaire dans le cas sous-critique	4
2	Modèles individus-centrés de populations en temps continu et mesure aléatoire de Poisson	5
2.1	Modèles individus-centrés de population en temps continu	5
2.2	Mesures aléatoires de Poisson	6
2.3	Une deuxième représentation du processus	7
2.4	Une description plus précise?	8
2.5	Quelques avantages de cette représentation	8
2.6	Dynamique en temps longs	9
3	Limites en grandes populations	10
3.1	Approximation déterministe	10
3.2	Avec des fluctuations continues	10
3.3	Généralisation à des populations structurées	11
4	Processus de séquence de substitutions de caractères (TSS)	12
4.1	Présentation du modèle	12
4.2	Séparation des échelles de temps	13
4.3	Le modèle limite ou TSS	13
4.4	Versions plus générales	14
5	Convergence vers une loi quasi-stationnaire pour un modèle d'adaptation de population à un changement environnemental	14
5.1	Le modèle de l'optimum mobile	14
5.2	... biaisé pour prendre en compte l'adaptation au milieu	15
6	Illustrations	16
6.1	Processus de Bienaymé-Galton-Watson	16
6.2	Processus de Feller individus-centrés	16
6.3	Illustration d'une bonne approximation par le TSS :	17
6.4	D'autres limites possibles en grandes populations :	17
	Bibliographie	19

1 Processus de Bienaymé-Galton-Watson (BGW)

1.1 Description du modèle

Le modèle de référence élémentaire pour décrire une population est le processus de Bienaymé-Galton-Watson. Historiquement, ce modèle a été introduit pour étudier la survivance des familles nobles françaises (Bienaymé, 1845) ou celle des familles aristocrates anglaises (Galton, 1873). Ce processus, que nous noterons $(Z_n)_{n \in \mathbb{N}}$, décrit la taille d'une population dont les individus sont indépendants et se reproduisent périodiquement (ie un événement de reproduction à chaque période pour chaque individu). Cela permet aussi de générer l'arbre généalogique de la population, auquel cas Z_n est le nombre de descendants de la $n^{\text{ème}}$ génération. Pour chaque individu, le nombre de ses descendants est donné par une certaine loi de probabilité $(p_k)_{k \in \mathbb{N}}$, où k correspond au nombre de descendants, et qui est la même pour tous. On a ici négligé toute interaction entre les individus de la génération n (et même de générations différentes). Si on se donne une famille $(X_{n,\ell})_{n \in \mathbb{N}, \ell \in \mathbb{N}}$ de variables aléatoires indépendantes identiquement distribuées (v.a. i.i.d.) de loi $(p_k)_{k \in \mathbb{N}}$, le processus de BGW est alors donné par la formule :

$$Z_{n+1} := \sum_{\ell=1}^{Z_n} X_{n,\ell} \quad \text{avec } \forall n, \ell, \mathbb{P}(X_{n,\ell} = k) = p_k,$$

et Z_0 la condition initiale. Ce processus admet clairement un état absorbant, quand la population tombe à 0, ce que nous nommerons "extinction", et advient au temps d'arrêt T_0 . Voir la figure 2 en fin d'article pour une réalisation d'un tel processus.

1.2 Dynamique en temps longs

Les fonctions génératrices fournissent un cadre très agréable pour étudier ce processus. En effet, si on définit pour $s \in [0, 1]$, avec X donné par la loi du nombre d'enfants :

$$g(s) := \mathbb{E}(e^{sX}) \quad \text{et par récurrence } g_{n+1} := g \circ g_n,$$

on a pour tout $i \in \mathbb{N}^*$, en spécifiant par les notations \mathbb{E}_i (ou \mathbb{P}_i) que $Z_0 = i$ p.s.,

$$\mathbb{E}_i(e^{sZ_n}) = (g_n(s))^i.$$

La dynamique à long terme de Z_n peut ainsi être reliée à celle du système dynamique généré par g sur $[0, 1]$. La convexité de g associée au fait que $g(1) = 1$ et $g(0) = p_0 \geq 0$ amène à distinguer trois régimes selon la valeur de $m := g'(1)$, qui se trouve être le nombre moyen d'enfants (voir la figure 1) :

Théorème 1.1. 1. *Dans les cas sous-critique ($m < 1$) et critique ($m = 1$), la population s'éteint presque sûrement.*

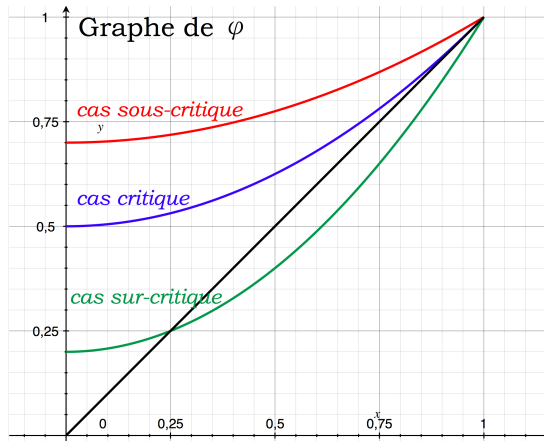


FIGURE 1 – Allure de la fonction génératrice (image de la page Wikipedia sur le GW)

2. Dans le cas sous-critique, le temps moyen d'extinction $E_i(T_0) < +\infty$ est fini, tandis que dans le cas critique, $E_i(T_0) = +\infty$, et ceci pour tout entier i .
3. Dans le cas surcritique ($m > 1$), la suite Z_n converge presque-sûrement sous P_i vers une limite Z_∞ qui ne prend que les valeurs 0 et $+\infty$ avec les probabilités

$$q_i = P_i(T_0 < +\infty) = P_i(Z_\infty = 0) = s_0^i, \quad P_i(Z_\infty = +\infty) = 1 - s_0^i,$$

où s_0 est l'unique solution dans $]0, 1[$ de l'équation en $v : g(v) = v$.

Dans le cas où la variance du nombre d'enfants est finie (notons-la $\sigma^2 < \infty$), on a un contrôle plus fin encore du régime surcritique ($m > 1$) :

Théorème 1.2. Z_n/m^n converge \mathbb{P}_i -ps vers une variable aléatoire U ps strictement positive sur $\{T_0 = \infty\}$ et telle que $\mathbb{E}_i(U) = i$.

On sait estimer plus précisément l'extinction dans le régime sous-critique ($m < 1$) :

Théorème 1.3. Pour n suffisamment grand, $\frac{m(1-m)}{\sigma^2} i m^n \leq \mathbb{P}_i(Z_n > 0) \leq i m^n$

Théorème 1.4. $\mathbb{E}_i(T_0) \sim_{i \rightarrow \infty} \frac{\ln i}{|\ln m|}$

1.3 Loi quasi-stationnaire dans le cas sous-critique

Il est en outre possible d'estimer si le processus présente une stabilisation vers un équilibre (une distribution, comme pour une chaîne de Markov) à moyen terme, si l'extinction est à plus long terme.

Une manière de "faire disparaître" cette dynamique d'extinction est de considérer la loi des seules populations survivantes (au temps d'observation). Cette loi conditionnée peut notamment converger lorsque le temps d'observation tend vers l'infini vers ce qu'on appelle alors une loi quasi-limite, aussi nommés loi quasi-stationnaire ou QSD (sigle anglais) car il se trouve que l'on peut aussi les définir à partir d'une relation d'invariance. Comme la convergence a lieu en général à taux exponentiel, comparer les échelles de temps revient à comparer ce taux au taux d'extinction.

Dans le cas d'un BGW sous-critique, il y a une unique quasi-limite pour toutes les conditions initiales déterministes, mais encore bien d'autres quasi-stationnaires (cf [10]). Intuitivement, il y a un biais dans le fait de savoir que la population a survécu qui va "déformer" l'histoire évolutive d'un individu "standard" par rapport au BGW initial. Par exemple, s'il y avait peu d'individus au départ, des naissances plus fréquentes au début auront donné bien plus de chances à la population de survivre jusqu'au temps d'observation. On peut donc s'attendre à voir des populations tout de même pas trop petites. Justifier en revanche que les grandes tailles de population vont rester marginales est bien plus délicat. L'existence de toute cette famille de QSD pour lesquelles justement elles ne sont pas marginales est là pour le montrer.

Je serai amené à reparler à nouveau de convergence vers une QSD en section 5.

2 Modèles individus-centrés de populations en temps continu et mesure aléatoire de Poisson

2.1 Modèles individus-centrés de population en temps continu

Pour la suite, nous allons chercher à nous détacher de la description en temps discret du processus précédent. Précisons toutefois que suivant le modèle biologique que l'on cherche à représenter, il peut s'avérer tout à fait judicieux d'adopter une description en temps discret (notamment pour les organismes qui se reproduisent et meurent chaque année, comme certains insectes, les fleurs...). Dans le cas contraire, si on veut modéliser la compétition entre les individus, il devient nécessaire d'interpréter le processus Z_t comme la taille de population à l'instant t , qui serait composée d'individus de générations différentes (suivant l'aléa du temps de naissances et de morts des individus).

Nous allons alors chercher le modèle markovien le plus simple pour cette description. Le terme markovien revient au même principe que dans le cas discret : l'évolution future du processus ne dépend que de l'instant présent, indépendamment de l'histoire qui l'y a conduit. Comme la taille de population est entière, une description en temps continu doit préciser la loi des sauts d'une taille de population à une autre. Imposer au processus Z d'être markovien revient à imposer que le processus de saut ne garde pas mémoire du temps où il n'y a pas eu de saut. Les sauts sont par conséquent donnés par une variable exponentielle, et les changements de taille de population sont

indépendants du temps où ils adviennent.

Ce type de description est cependant assez difficile à interpréter biologiquement, car le temps avant le changement de taille est associé à différents événements possibles. La propriété suivante va cependant éclaircir ce point :

Lemme 2.1. *Soit T_λ et T_μ deux variables exponentielles indépendantes de taux respectifs λ et μ . Alors $T_\lambda \wedge T_\mu$ est une variable exponentielle de taux $\lambda + \mu$ et vaut T_λ avec probabilité $\lambda/(\lambda + \mu)$.*

On peut alors interpréter biologiquement les différentes transitions. Par exemple, pour le modèle élémentaire "de naissance et mort", à chaque changement, la population gagne un individu (naissance) ou en perd un (mort). Dans le cas le plus simple, dit linéaire, on suppose que chaque individu vit indépendamment des autres, se reproduit au taux λ et meurt au taux μ . La transition d'une taille N à $N + 1$ se fait alors au taux $\lambda \times N$, et de N à $N - 1$ au taux $\mu \times N$. On peut alors facilement faire apparaître un terme de compétition quadratique, ie que les transitions de N à $N - 1$ se font à un taux $\mu N + c_p N^2$. Ce modèle, nommé logistique, peut s'interpréter en incluant des événements d'affrontements entre individus dont le nombre serait proportionnel au nombre de paires, donc quadratique.

2.2 Mesures aléatoires de Poisson

Profitons de ce moment pour donner un bref aperçu des mesures aléatoires de Poisson, qui permettent de donner une autre représentation du processus. La réalisation d'un tel processus est un ensemble de points sur un certain espace E (qui peut être très général) qui étend en quelque sorte la propriété d'absence de mémoires des variables exponentielles.

Définition 2.1. *Soit μ une mesure positive, σ -finie, sur (E, \mathcal{E}) . Une mesure aléatoire de Poisson sur (E, \mathcal{E}) d'intensité μ est une variable aléatoire M à valeurs dans (E^*, \mathcal{E}^*) , telle que si $(A_k, k \geq 1)$ est une suite de parties disjointes de E telle que $\mu(A_k) < \infty$ pour tout $k \geq 1$, on a :*

1. *les variables aléatoires $M(A_k), k \geq 1$ sont indépendantes, et*
2. *pour tout $k \geq 1$, la loi de $M(A_k)$ est une loi de Poisson de paramètre $\mu(A_k)$.*

Ici, E^* désigne l'ensemble des mesures atomiques σ -finies sur E et \mathcal{E}^* la tribu produit associée, au sens : $\mathcal{E}^* := \sigma(\pi^A, A \in \mathcal{E})$, avec $\pi^A(m) := m(A)$ pour tout $m \in E^*$.

Pour l'instant, nous nous limitons à des intensités sigma-finies, mais on peut en partie généraliser cette définition. On peut alors démontrer que la mesure aléatoire de Poisson M se décompose ps sous la forme : $M = \sum_{j \in J} \delta_{X_j}$, où J est dénombrable et $(X_j)_{j \in J}$ est une famille d'éléments de E . (L'ensemble aléatoire $\{X_j, j \in J\}$ définit alors ce qu'on appelle processus ponctuel de Poisson.)

Il y a alors deux propriétés essentielles qui rejoignent l'idée précédente de sommer les taux de sauts et de déduire l'événement par le rapport des probas :

Proposition 2.1. *Superposition* : Soit M, M' deux mesures de Poisson d'intensités indépendantes respectives μ, μ' . Alors $M + M'$ est une mesure de Poisson d'intensité $\mu + \mu'$.

Proposition 2.2. *Marquage* : Soit $(X_n, n \geq 1)$ une suite de v.a., et N une v.a. à valeurs dans $\mathbb{N} \cup \{\infty\}$, telles que $M = \sum_{1 \leq n \leq N} \delta_{X_n}$ est une mesure de Poisson d'intensité μ . On se donne une autre suite $(Y_n, n \geq 1)$ de v.a., que l'on suppose i.i.d. de loi ν sur un espace (F, \mathcal{F}) , et indépendante de $\sigma(N) \vee \sigma(X_n, n \geq 0)$. Alors la mesure $M^2 = \sum_{1 \leq n \leq N} \delta_{(X_n, Y_n)}$ est une mesure de Poisson sur $(E \times F, \mathcal{E} \otimes \mathcal{F})$, d'intensité $\mu \otimes \nu$.

Pour une description plus précise de cet objet, je recommande les notes de cours de M2 de Gregory Miermont [16].

2.3 Une deuxième représentation du processus

Montrons comment utiliser ces processus de Poisson pour simuler un processus de naissance et de mort : cette méthode s'apparente à une procédure d'acceptation-rejet. Pour une population de taille n , on note λ_i le taux de la transition vers $n + 1$ et μ_n celui vers $i - 1$. Soit N_λ et N_μ deux mesures de Poisson sur $\mathbb{R}_+ \times \mathbb{R}_+$ d'intensité $dt du$ (le premier est associé aux naissances et le deuxième aux morts). Si la population est initialement de taille n , on définit le premier temps de saut T_1 comme le premier temps t pour lequel :

- ou bien $\exists u \leq \lambda_n, N_\lambda \geq \delta_{(t,u)}$, auquel cas la population passe à la taille $n + 1$ (la naissance est "acceptée").
- ou bien $\exists u \leq \mu_n, N_\mu \geq \delta_{(t,u)}$, auquel cas la population passe à la taille $n - 1$ (la mort est "acceptée"),

Remarque : on pourrait remplacer, sans changer de modèle, la condition

- $\exists u \leq \lambda_n, N_\lambda \geq \delta_{(t,u)}$ (en tant que mesure positive) par
- $N_\lambda(\{t\} \times [0, \lambda_n]) > 0$ puisque N_λ est ponctuelle, ou bien
- $N_\lambda([0, t] \times [0, \lambda_n]) > 0$ puisqu'on considère le minimum en t .

Lemme 2.2. T_1 est une variable exponentielle de paramètre $\lambda_n + \mu_n$ et le premier saut amène à $n + 1$ avec probabilité $\lambda_n / (\lambda_n + \mu_n)$.

Remarquons que $N_\mu([0, t] \times \mathbb{R}_+) = +\infty$ pour tout t , donc il y a p.s. une infinité de sauts avant le temps t . Cela ne pose cependant pas de soucis pour définir le premier temps de saut car tous les points (t, u) pour lesquels u , le paramètre d'acceptation, est plus grand que μ_n peuvent être rejetés, ce qui n'en laisse plus qu'un nombre fini pour chaque intervalle de temps.

Preuve du lemme : En distinguant les deux conditions, on peut définir un temps T_λ pour la naissance et T_μ pour la mort et constater que $T_1 = T_\lambda \wedge T_\mu$. Par le lemme 2.1, il suffit de vérifier que T_λ est une variable exponentielle de taux λ_n (le cas de T_μ étant symétrique). Puisque $N_\lambda([0, t] \times [0, \lambda_n])$ est par définition une va de Poisson de paramètre $\lambda_n t$, on conclut en constatant que :

$$\mathbb{P}(T_\lambda \geq t) = \mathbb{P}[N_\lambda([0, t] \times [0, \lambda_n]) = 0] = \exp(-\lambda_n t). \quad \square$$

On peut alors effectuer la même procédure conditionnellement au premier saut (son temps et sa valeur) pour déterminer le deuxième. Comme pour la propriété de Markov forte, en utilisant l'absence de mémoire de la mesure de Poisson (par indépendance des restrictions sur des parties disjointes), on peut en quelque sorte justifier que la restriction de N_λ à $(T_1, \infty) \times \mathbb{R}_+$ est une mesure de Poisson d'intensité $dt du$ conditionnellement à \mathcal{F}^{T_1} , la filtration générée par les 2 mesures de Poisson restreintes aux temps $t \geq T_1$. Itérer ce processus amène alors à justifier la notation :

$$Z_t = n + \int_{[0, t] \times \mathbb{R}_+} \mathbf{1}_{u \leq \lambda(Z_{s-})} N_\lambda(ds, du) + \int_{[0, t] \times \mathbb{R}_+} (-\mathbf{1}_{u \leq \mu(Z_{s-})}) N_\mu(ds, du).$$

2.4 Une description plus précise ?

Remarquons qu'il aurait aussi été possible d'associer une mesure de Poisson à chaque individu (je passe sous le tapis le problème de leur assignation), ce qui peut s'avérer essentiel si on cherche à caractériser ces individus (par phénotype, par âge, par taille ...). Cependant, le processus ne peut alors plus être décrit par un processus unidimensionnel. Je ne vais pas rentrer dans le détail, mais la méthode la plus pratique pour cette étude de "populations structurées" est de faire appel à des processus à valeurs mesures. Chaque individu de la population compte ainsi pour un dirac dans l'espace des "caractères". L'évolution du nombre de ces individus est alors déterminée par une (ou plusieurs) mesure(s) de Poisson avec des taux d'acceptation associés au processus mesure. Les caractères peuvent évoluer à leur guise, par exemple de manière déterministe, avec une mesure de Poisson pour des évolutions discrètes, avec un processus aléatoire continu comme le Brownien, voire avec tout cela à la fois. Nous allons évoquer rapidement des limites d'échelles associées en 3.3 et voir en section 4 que dans certains cas de séparation d'échelles de temps, on peut approximer un tel processus par un processus de dimension 1, avec potentiellement un profil démographique contraint.

2.5 Quelques avantages de cette représentation

On a ainsi pu observer que la représentation à partir des temps exponentiels, avec le choix entre les différents événements, est équivalente à celle qui utilise les mesures de Poisson. Pour autant, avec cette dernière, on introduit en fait beaucoup

plus d'aléas que strictement nécessaire (un nombre infini d'événements sont rejetés, et si acceptation, on a une valeur u associée qui n'a pas d'effet sur le processus!). Cette particularité a pour principal intérêt de permettre de "coder" par un unique processus aléatoire l'évolution des trajectoires issues de différentes conditions initiales et/ou différents paramètres du modèle. Cela s'avère crucial pour utiliser le lemme de Grönwall, que ce soit pour justifier de l'unicité, contrôler les moments, obtenir des convergences ou des inégalités entre processus couplés... Parmi les couplages, on peut par exemple utiliser des majorants sur les taux de natalité individuels et de compétition par couple pour décider de l'acceptation et ainsi se ramener à un contrôle des moments plus simple formellement.

2.6 Dynamique en temps longs

Dans le cas d'un processus de naissance et mort linéaire, ie $\forall n, \lambda_n = n \lambda, \mu_n = n \mu$, on observe que l'on peut décomposer les mesures de Poisson \mathcal{N}_λ et \mathcal{N}_μ en autant de morceaux identiques qu'il y a d'individus dans la population (variable aléatoire). Pour chaque individu vivant au temps t , on attribue donc deux processus de Poisson, l'un qui code l'apparition de descendants (au taux λ) et le second la mortalité de cet individu (au taux μ). L'indépendance des lignées est alors manifeste, comme le fait que la loi du nombre de descendants d'un individu, de sa naissance à sa mort, est la même pour tous. Obtenir cette loi $(p_k)_{k \in \mathbb{N}}$ permet alors de faire le lien entre la généalogie associée à un processus de naissance et mort linéaire et un processus de BGW. Lors de cette opération, on a en quelque sorte quotienté le processus par les durées entre les naissances et la mort. Il n'est alors pas étonnant de retrouver le même critère sur le nombre moyen d'enfants pour une extinction ps et une même probabilité de survie dans le cas surcritique.

Pour des taux de naissance et mort plus généraux, il existe un critère explicite en fonction des λ_i et μ_i pour savoir si l'extinction est ps. Si tel est le cas, on peut alors obtenir l'espérance (finie) du temps d'extinction partant de n'importe quelle condition initiale. Sinon, la valeur de la probabilité de survie en tout temps est elle-aussi donnée explicitement (avec des sommes infinies tout de même).

Dans le cas logistique, la population s'éteint ps. On peut l'interpréter assez bien : la compétition restreint en quelque sorte la population à des valeurs bornées, desquelles il est toujours possible de s'éteindre à moyen terme (si la taille est bornée, la probabilité de s'éteindre pendant un temps T est minorée). Sachant que pour survivre à long terme, il a fallu survivre à moyen terme "un grand nombre de fois", cela devient très improbable.

Pour autant, on peut imaginer que pour des populations très grandes, ces événements d'extinction sont particulièrement atypiques et ne rendent pas compte d'une stabilisation du processus à moyen terme. Dans le cas d'un environnement variable, on peut ainsi imaginer que la dynamique observée correspond bien plus à l'adaptation à ce dernier, avec de rares extinctions donc marginales pour comprendre la dynamique.

L'étude suivante permet de préciser cette idée.

3 Limites en grandes populations

3.1 Approximation déterministe

Pour établir une limite en grandes populations, on va introduire une famille de processus indexée par un paramètre d'échelle K , que l'on interprète comme proportionnel à la population, et que l'on va faire tendre vers l'infini. Le but est alors d'obtenir une limite unique, dont les processus avec de grandes tailles seraient de bonnes approximations. Pour que cela ait un sens, il faut que la taille renormalisée (ie divisée par K) converge au moins pour la condition initiale, et que le taux de croissance par individu ($r_i^K := (\lambda_i^K - \mu_i^K)/i$) dans une population de taille renormalisée soit à peu près indépendant de K . Une dernière condition apparaît, qui dans un premier temps va garantir que les fluctuations vont être négligeables.

Théorème 3.1. *Sous les conditions : $\frac{Z_0^K}{K} \xrightarrow{K \rightarrow \infty} x_0$ (convergence en loi avec x_0 réel);*

$$\lim_{K \rightarrow \infty, i/K \rightarrow x} \frac{1}{K} (\lambda_i^K - \mu_i^K) = H(x); \quad \lim_{K \rightarrow \infty, i/K \rightarrow x} \frac{1}{K^2} (\lambda_i^K + \mu_i^K) = 0,$$

avec H une fonction continue, et sous réserve de l'unicité de la solution du problème de Cauchy déterministe :

$$\frac{dx(t)}{dt} = H(x(t)); \quad x(0) = x_0, \tag{1}$$

les processus (Z^K/K) convergent en loi pour K tendant vers l'infini vers cette solution déterministe.

Vous trouverez une illustration de ce résultat avec la figure 3.

3.2 Avec des fluctuations continues

Si maintenant nous voulons prendre en compte la stochasticité démographique (liée aux fluctuations des naissances et des morts), le théorème suivant donne l'ordre de grandeur de ces fluctuations. Pour obtenir d'importantes fluctuations malgré un grand nombre d'individus, il faut que les naissances et les morts soient particulièrement fréquentes par rapport au temps caractéristique de croissance, ce que l'on peut retrouver plus facilement chez les micro-organismes. Mathématiquement, il faut diviser ces taux de natalité et de mortalité individuels par K , en gros la taille de population, pour obtenir l'ordre des fluctuations (pour un taux de croissance d'ordre 1).

Théorème 3.2. *Sous les conditions : $\frac{Z_0^K}{K} \xrightarrow{K \rightarrow \infty} X_0$ en loi ;*

$$\lim_{K \rightarrow \infty, i/K \rightarrow x} \frac{1}{K} (\lambda_i^K - \mu_i^K) = H(x); \quad \lim_{K \rightarrow \infty, i/K \rightarrow x} \frac{1}{K^2} (\lambda_i^K + \mu_i^K) = 2\gamma x,$$

avec X_0 une va de carré intégrable, H une fonction continue, et γ un réel, et sous réserve de l'unicité de la solution du problème de Cauchy différentiel stochastique :

$$dX_t = H(X_t)dt + \sqrt{2\gamma X_t} dB_t; \quad X_0, \quad (2)$$

les processus (Z^K/K) convergent en loi pour K tendant vers l'infini vers ce processus.

Ce n'est pas mon propos de définir ici proprement le mouvement brownien, la notion d'intégrale stochastique contre un tel processus et d'équation différentielle stochastique que l'on peut en déduire. Le livre de JF.Le Gall [7] en donne une très bonne présentation.

Signalons tout de même qu'une solution de (2) est un processus continu mais pas non dérivable, ni même 1/2-hölderienne dès lors que $\gamma > 0$. Si de plus, elle part de x déterministe, elle diffuse en loi autour de la solution de (1) avec pour des temps t très courts (devant l'évolution de $H(x_t)$) une variance d'environ $\sqrt{\gamma x t}$ et un profil quasi-gaussien. De telles solutions de (2) sont dénommées processus de Feller. Le processus de Feller logistique est le cas particulier où H est de la forme $H(x) := rx - cx^2$ (naturellement $r > 0$ et $c > 0$), et s'obtient par exemple comme limite d'un naissance et mort logistique pour lequel : $\lambda_i^K := (\lambda + K\gamma)i$ et $\mu_i^K := (\mu + K\gamma)i + ci^2$, avec $\lambda - \mu = r$.

Vous trouverez une illustration du théorème 3.2 avec la figure 4. On observe que l'approximation est très bonne même pour des tailles de populations pas si considérables (car la variation d'un individu représente vite une faible variation à l'échelle de la population).

3.3 Généralisation à des populations structurées

L'article de N. Fourier et S. Méléard ([6]) utilise des extensions de ces méthodes pour démontrer la convergence de la mesure qui décrit une population structurée spatialement (notamment pour modéliser des populations de plantes) vers une fonction du temps déterministe à valeur mesure dans une limite de grande population (après renormalisation comme précédemment). Cette limite est décrite par la version faible d'une équation intégro-différentielle (la dérivée temporelle s'écrit à partir de la valeur locale et d'un terme intégral venant de la compétition), version faible au sens où elle est formulée à partir de fonction test intégrées contre cette fonction à valeur mesure.

L'article propose encore une version encore plus générale pour tenir compte des fluctuations comme dans le cas des processus de Feller : les superprocessus. Une nouveau type de formulation faible intervient, qui fait appel à des martingales et leurs variations quadratiques. Mais cela nous emmènerait trop loin.

Je renvoie aux figures 7 et 8 pour des approximations de tels processus.

4 Processus de séquence de substitutions de caractères (TSS)

4.1 Présentation du modèle

L'objectif de cette section est d'introduire un paramètre adaptatif de manière à obtenir une dynamique pour l'évolution darwinienne de la population. Nous allons donc présenter le résultat démontré dans [3] par N. Champagnat. Comme précédemment, nous supposons pour simplifier que la seule interaction entre les individus vient de la compétition entre paires, qui dépend du paramètre adaptatif comme le taux de naissance et de mort. Le modèle qui suit vise alors à justifier une des versions les plus simples pour aborder la dynamique adaptative en conservant une loi de dispersion pour l'apparition de nouveaux mutants.

Le terme de dynamique adaptative recouvre ici un sens précis introduit dans les années 90 (Hofbauer and Sigmund, 1990 [8]; Marrow et al., 1992 [11]; Metz et al., 1992 [15]). On envisage que trois échelles de temps se succèdent de manière bien séparée. C'est pendant la plus courte, nommée dynamique écologique, que des individus avec un nouveau caractère (apparus par mutation) peuvent envahir la population ou au contraire s'éteindre. En leur absence, la taille de population reste à l'équilibre, avec éventuellement des fluctuations (qui se moyennent pour les échelles de temps plus longues). La seconde échelle de temps correspond au temps entre l'arrivée de deux mutants successifs. Cependant, on suppose aussi que l'effet de chaque mutation est très faible, ce qui fait que la dynamique évolutive n'apparaît que dans une dernière échelle de temps. Les évolutions phénotypiques sont en quelque sorte générées par une infinité de mutations élémentaires.

Le modèle de Champagnat repose sur cette séparation nette des échelles de temps entre d'une part le temps que met la descendance d'un seul mutant pour atteindre une proportion non négligeable de la population, en supposant qu'il y arrive, puis l'apparition de nouveaux mutants, et enfin le temps caractéristique pour lequel l'approximation par le modèle déterministe n'est plus valable. Si on note u_K la probabilité pour chaque nouveau-né d'être un mutant, cette condition se traduit mathématiquement par :

$$\log K = o_{K \rightarrow \infty} \left(\frac{1}{K u_K} \right); \quad \forall V > 0, \frac{1}{K u_K} = o_{K \rightarrow \infty} (\exp(V K))$$

Ce modèle suppose en outre qu'il n'y a pas de coexistence possible entre individus de types différents à l'équilibre. Dans le cas que nous avons décrit (avec des interactions très limitées), il suffit de considérer le taux de croissance d'un mutant dans la population résidente (nommée fitness) pour savoir si celui-ci a une chance de s'installer, auquel cas la population résidente finit par s'éteindre. Dans le cas contraire, la descendance du mutant s'éteint comme un naissance et mort sous-critique.

4.2 Séparation des échelles de temps

On peut alors démontrer que la dynamique écologique, décomposée en trois phases, à savoir émergence de la population mutante, période de coexistence menant au déclin du type résident et extinction de ce dernier, se déroule en un temps de l'ordre $\log K$. Lors de la période de coexistence, la dynamique est bien approchée par un système d'équation différentielle selon un théorème similaire au théorème 3.1, et dont l'échelle de temps d'évolution n'évolue pas avec K . La transition d'un petit nombre à une taille d'ordre K dans le régime surcritique d'émergence du mutant, et d'une taille d'ordre K à 0 dans le régime sous-critique d'extinction du résident se font en temps $\log K$, comme les résultats de la section 1.2 le suggèrent.

Par le principe de superposition des mesures de Poisson, on voit en outre que l'on peut "coder" l'apparition des mutants par une nouvelle mesure de Poisson (en distinguant cette mesure de celle des naissances sans mutation). Le taux associé est donné par u_K fois le nombre d'événements de naissances, d'où un taux global d'apparition des mutants d'environ Ku_K . Si on se replace dans cette échelle de temps, vu la condition de séparation d'échelles de temps, on ne peut plus distinguer le moment de l'apparition d'une mutation et celui où elle a soit totalement envahi la population soit totalement disparu. On est donc conduit à considérer une population monomorphe, dont le caractère évolue par sauts. En dehors de ces périodes de transition, la population reste stable à son équilibre démographique (qui dépend de ce caractère). La deuxième condition de séparation d'échelle de temps permet de garantir qu'avec très grande proba, il n'y a pas eu d'événements exceptionnels au sens où la population aurait fortement dévié de son équilibre, et ainsi potentiellement modifié la dynamique d'apparition du mutant.

4.3 Le modèle limite ou TSS

Dans cette limite d'échelles, la taille de population est imposée de manière unique par le caractère résident tandis que les changements de caractère sont donnés par une mesure de Poisson associée au taux d'apparition de chaque caractère mutant potentiel (qui peut dépendre du caractère résident), et pondérée selon la probabilité de fixation de ce mutant potentiel. Cette probabilité de fixation est en fait obtenue lors de l'étape d'émergence du mutant : lorsque K est très grand, la probabilité que les descendants du mutant parviennent à former une population d'ordre K tend en effet vers la probabilité de survie d'un BGW. Les paramètres de ce dernier sont obtenus en négligeant la compétition due aux mutants, à la fois sur la population résidente et sur les mutants aux-mêmes.

Le modèle du TSS avait déjà été introduit par Metz et al [14] et U. Dickmann avec R. Law [5]. N. Champagnat est le premier à avoir justifié ce dernier comme limite d'un processus individu-centré.

Une illustration d'une telle dynamique est proposée par les figures 5 et 6.

4.4 Versions plus générales

Un certain nombre d'extensions de cette approche ont été récemment proposés. Ainsi, une extension proposée par N. Champagnat avec S. Méléard [4] permet de pousser plus loin l'analyse en terme de dynamique adaptative pour inclure des événements de spéciation (en reprenant le principe de mutations de faible effet).

A. Bovier et SD. Wang [2] ont aussi développé une extension avec la coexistence simultanée de différents caractères, ce qui les a amenés à parler d'arbre au lieu de séquence dans la dénomination Trait Substitution Tree. Les hypothèses qui fondent cette coexistence me semblent malgré tout très discutables pour une évolution darwinienne : l'hypothèse notamment que la compétition due à un individu ne s'exerce que sur ses plus proches voisins (en terme de caractère adaptatif), donc surtout sur celui juste moins adapté, et ce peu importe les tailles de populations en présence, induit que l'apparition d'un mutant peut annuler la compétition entre ses deux voisins tandis que la population du mutant reste en fait quasiment nulle. Comme ce modèle vise à modéliser la propagation de cancer, il présente en outre une autre caractéristique, à savoir des mutations facilitées entre les différents types déjà apparus, qui le rend très spécifique.

Enfin, un article de S. Méléard et VC. Tran étend la convergence à des populations structurées en âge (pour inclure par exemple une plus faible fertilité et/ou une plus forte mortalité des juvéniles et/ou des vieux) [13]. De même que pour [6], la limite est une fonction déterministe à valeur mesure caractérisée par une formulation faible.

5 Convergence vers une loi quasi-stationnaire pour un modèle d'adaptation de population à un changement environnemental

5.1 Le modèle de l'optimum mobile ...

Le présent mémoire a entre autres pour objet de présenter les deux processus qui interviennent de manière couplée dans l'étude que j'ai commencé à réaliser lors de mon stage de M2 et qui se poursuit actuellement. Ce dernier vise à mieux comprendre comment l'apparition de nouvelles mutations permet aux populations de se maintenir dans un environnement qui change. Pour réduire au maximum le problème, on a simplifié autant que possible la dynamique adaptative en définissant la fitness à partir de la distance à un certain optimum du caractère de la population. Le changement environnemental se traduit alors par un déplacement de cet optimum qui rend très vite mal adaptée une population qui n'évoluerait pas. Vu ce qui précède, on peut alors appliquer un modèle de TSS pour décrire l'évolution du caractère.

Ce modèle, nommé modèle de l'optimum mobile, a d'abord été proposé dans ce cadre par M. Kopp et J. Hermisson [9], avant d'être formalisé avec la représentation

par les mesures de Poisson dans la thèse qu’Elma Nassar a réalisé [17] sous l’encadrement d’Etienne Pardoux, mon directeur de stage et bientôt de thèse, et de Michael Kopp. Une des questions soulevée alors, et que je reprends à mon compte, est de savoir décrire la dynamique à long terme du processus. Mais cela requiert aussi de se demander quel critère utiliser pour signifier que la population a été capable de suivre le rythme du changement environnemental. Dans le modèle que propose E. Nassar, le processus donné par le TSS est markovien puisqu’il n’y a pas d’extinction possible de la population. Le caractère récurrent ou transitoire de ce processus donne alors un critère tout à fait raisonnable, qu’elle a cherché à préciser en fonction des paramètres du modèle.

5.2 ... biaisé pour prendre en compte l’adaptation au milieu

Dans le cadre de mon stage, il est question de prendre aussi en compte le maintien d’autant plus difficile de la population à mesure que celle-ci est mal adaptée. C’est ainsi que nous avons été amenés à introduire un modèle pour décrire l’évolution d’une taille de population sur laquelle la fitness a un impact. La taille de la population a alors un effet sur l’apparition de nouvelles mutations, mais aussi et peut-être surtout sur le risque d’extinction de cette dernière. Un modèle élémentaire cherche à inclure ces deux effets de manière ”minimale”, avec une dépendance plus générale du taux d’apparition de mutants que la simple probabilité d’invasion, et un taux de mortalité associé à son adaptation. Un autre modèle plus développé représente la dynamique de population par un processus de Feller logistique dont le taux de croissance serait dépendant de l’adaptation de la population. Une justification de ce modèle comme limite de processus individus-centrés évoquée en 3.2 devrait nous permettre, on l’espère, de faire le lien avec une vision micro du processus.

Cependant, dans ces deux modèles, l’extinction est ps. Cela impose de considérer un conditionnement à non-extinction et d’espérer obtenir la convergence vers une loi quasi-stationnaire comme évoquée en 1.3. Il semble cependant que ce conditionnement empêche tout comportement transient (l’extinction deviendrait trop rapide lorsque le processus est trop mal adapté). La question du critère pour justifier que la population a suivi le rythme du changement reste ouverte à l’heure actuelle.

6 Illustrations

6.1 Processus de Bienaymé-Galton-Watson

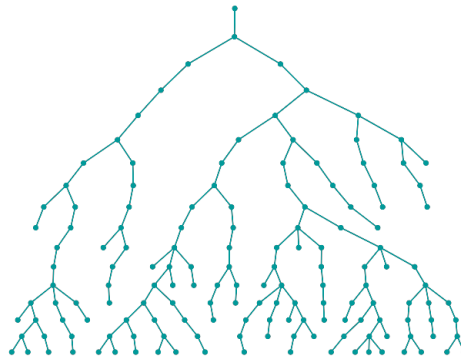


FIGURE 2 – Une réalisation d'un processus de BGW sur-critique
Référence : <http://images.math.cnrs.fr/La-probabilite-d-extinction-d-une.html>

6.2 Processus de Feller individus-centrés

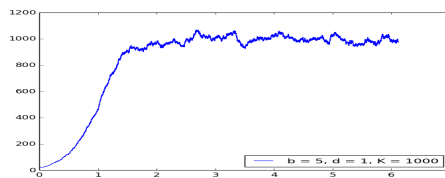


FIGURE 3 – Taille de l'ordre de 1000
Plutôt bonne approximation par le modèle déterministe

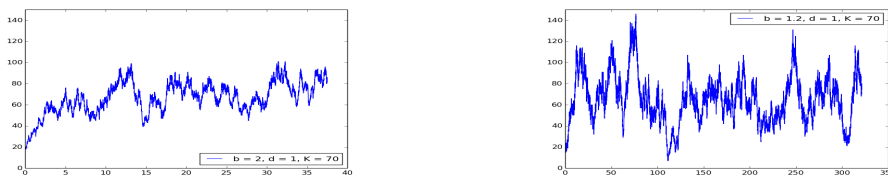


FIGURE 4 – Taille de l'ordre de 70

La dynamique avec fluctuations browniennes semble cependant une bien meilleure approximation, même pour des tailles de populations pas si énormes.
(J'ai programmé ces simulations.)

6.3 Illustration d'une bonne approximation par le TSS :

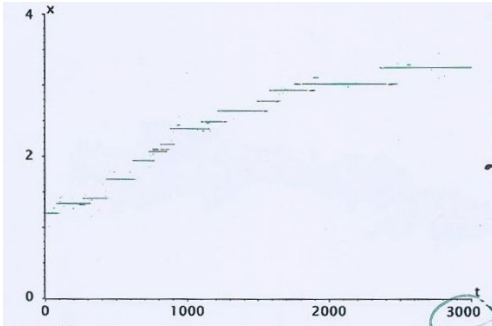


FIGURE 5 – Caractère

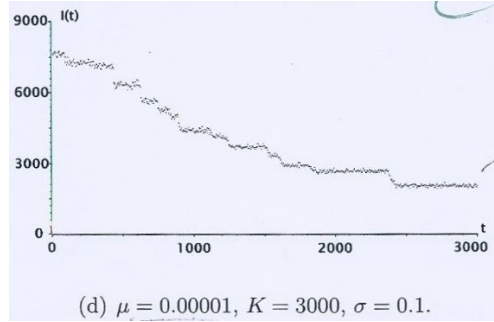


FIGURE 6 – Taille de population

Remarque : La taille de population décroît avec l'évolution du caractère, ce qui ne paraît pas naturel. Cela vient du fait que ce modèle repose sur une compétition asymétrique entre les caractères (ici la taille des individus). Illustrations fournies par Sylvie Méléard, comme les suivantes.

6.4 D'autres limites possibles en grandes populations :

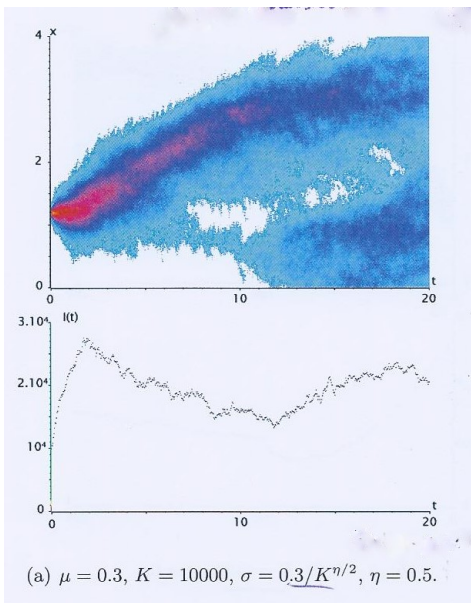


FIGURE 7 – Limite diffusive

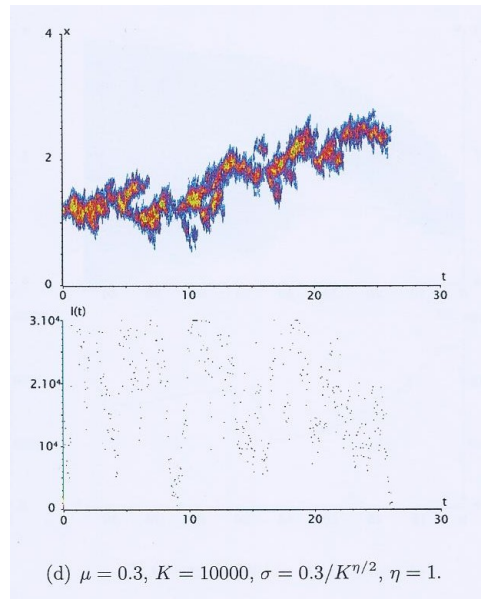


FIGURE 8 – Superprocessus

Références

- [1] V. Bensaye et S. Méléard, Stochastic Models of Structured Populations : Scaling Limits and Long Time Behavior, Mathematical biosciences institute lecture series, 1.4. , 2015
- [2] A. Bovier, Shi-Dong Wang, Trait substitution Trees on Two Time Scale Analysis, Markov Processes and Related Fields, 19 :607-642 ,2013
- [3] N. Champagnat, A Microscopic Interpretation for Adaptive Dynamics Trait Substitution Sequence Models, Elsevier, Stochastic Processes and their Applications 116, 2006, p 1127-1160
- [4] N. Champagnat and S. Meleard. Polymorphic evolution sequence and evolutionary branching. Probab Theory Relat Fields, 151(1-2) :45–94, 2011.
- [5] U. Dieckmann, R. Law, 1996. The dynamical theory of coevolution : a derivation from stochastic ecological processes. J. Math. Biol. 34, 579–612.
- [6] N. Fournier et S. Méléard, A Microscopic Probabilistic Description of a Locally Regulated Population and Macroscopic Approximations, The Annals of Applied Probability 2004, Vol. 14, No. 4, 1880–1919
- [7] JF. Le Gall, Mouvement brownien, Martingales et Calcul Stochastique, Springer, Mathématiques et Application 71, 2013
- [8] J. Hofbauer, R. Sigmund, 1990. Adaptive dynamics and evolutionary stability. Appl. Math. Letters 3, 75–79.
- [9] M. Kopp and J. Hermisson, The genetic basis of phenotypic adaptation II : The distribution of adaptative substitutions of the moving optimum model. Genetics 183 : 1453-1476, 2009
- [10] P. Maillard, The λ -Martin entrance boundary of subcritical Bienaymé–Galton–Watson processes, 2015
- [11] P. Marrow, R. Law, C. Cannings, 1992. The coevolution of predator-prey interactions : ESSs and Red Queen dynamics. Proc. Roy. Soc. Lond. B 250, 133–141
- [12] S. Méléard, Modèles aléatoires en Ecologie et Evolution, Springer, Mathématiques et Application 77, 2016
- [13] S. Méléard, VC. Tran, Age-structured Trait Substitution Sequence Process and Canonical Equation, Journal of Mathematical Biology 58(6) :881-921 , 2008
- [14] J.A.J. Metz, S.A.H. Geritz, G. Meszena, F.A.J. Jacobs, J.S. van Heerwaarden, 1996. Adaptive Dynamics, a geometrical study of the consequences of nearly faithful reproduction. In : van Strien, S.J., Verduyn Lunel, S.M. (Eds.), Stochastic and Spatial Structures of Dynamical Systems. North Holland, Amsterdam, pp. 183–231.
- [15] J.A.J. Metz, R.M. Nisbet, S.A.H. Geritz, 1992. How should we define 'fitness' for general ecological scenarios? Trends in Ecology and Evolution 7, 198–202.

- [16] G. Miermont, Théorèmes limites et processus de Poisson Notes de cours de M2 Orsay, 2011–2012
- [17] E. Nassar , thèse : Modèles probabilistes de l'évolution d'une population dans un environnement variable, sous la direction de Kopp M et Pardoux E, 2016